昆 虫 学 报 *Acta Entomologica Sinica*，February 2007，50(2)：153 - 164　　ISSN 0454-6296

基于 28S rDNA D2 基因片段与形态特征的矛茧蜂亚科系统发育研究

(膜翅目:茧蜂科)

时　敏，陈学新*，马　云，何俊华

(浙江大学昆虫科学研究所，杭州　310029)

摘要：本研究选取矛茧蜂亚科 Doryctinae(昆虫纲 Insecta：膜翅目 Hymenoptera：茧蜂科 Braconidae)的 6 族 15 属 18 种做内群，茧蜂科其它 7 亚科 11 属 11 种做外群，首次结合同源核糖体 28S rDNA D2 基因序列片段和 100 个形态学和解剖学特征对该亚科进行了系统发育学研究。利用'非圆口类'的小腹茧蜂亚科 Microgastrinae 为根，以 PAUP* 4.0 和 MrBayes 3.0B4 软件分别应用最大简约法(MP)和贝叶斯法对矛茧蜂亚科的分子数据和分子数据与非分子数据的结合体进行了运算分析；并以 PAUP* 4.0 对矛茧蜂亚科的 28S rDNA D2 基因序列片段的碱基组成与碱基替代情况进行了分析。结果表明：矛茧蜂亚科的 28S rDNA D2 基因序列片段的 GC 含量在 39.33% ~ 48.28% 之间变动，而对于碱基替代情况来讲，矛茧蜂亚科各成员间序列变异位点上颠换(transversion)大于转换(transition)。不同的分析算法所产生的系统发育树都表明矛茧蜂亚科是一个界限分明的单系群；在矛茧蜂亚科内，除了吉丁茧蜂族 Siragrini 为单系群外，其他族(矛茧蜂族 Doryctini 和方头茧蜂族 Hecabolini)都是并系群。对于矛茧蜂亚科内各属之间的相互亲缘关系，不同算法所得的系统发育树的拓扑结构不完全一致，表明矛茧蜂亚科内(属及族)的系统发育关系还有待于进一步研究。

关键词：茧蜂科；矛茧蜂亚科；系统发育；28S rDNA D2；形态特征

中图分类号：Q969　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2007)02-0153-12

A phylogeny of the subfamily Doryctinae (Hymenoptera: Braconidae) based on 28S rDNA D2 gene sequence and morphological characters

SHI Min, CHEN Xue-Xin*, MA Yun, HE Jun-Hua (Institute of Insect Science, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China)

Abstract: This study is the first attempt to combine gene sequences with morphological characters to provide a phylogenetic reconstruction of the subfamily Doryctinae (Insecta: Hymenoptera: Braconidae). Eighteen species belonging to 6 tribes 15 genera of the subfamily were involved, and 11 species of 11 genera belonging to 7 subfamilies of Braconidae were used as outgroups with Microgasterinae (*Cotesia flavipes*) used as "root" to testify the monophyletic nature of the subfamily. The DNA sequences of D2 region of 28S ribosomal DNA were downloaded from the GenBank. One hundred characters of morphology and anatomy were selected and analyzed in a cladistic manner for this study. The evolutionary relationships were investigated by comparing the results from molecular data alone or molecular data combined morphological characters, using two different analysis methods: maximum parsimony (MP) by PAUP* 4.0 and Bayesian inference by MrBayes 3.0B4. Base composition and ti/tv of 28S rDNA D2 regions were analyzed by PAUP* 4.0. The results showed that GC content of the 28S rDNA D2 gene sequences of subfamily Doryctinae ranged from 39.33% to 48.28%. Transversion frequency of sequence variable sites among species of Doryctinae was higher than that of transition. The subfamily Doryctinae was proved to be a well-defined naturally monophyletic group; within the subfamily, evidences were found to support that only tribe Siragrini was monophyletic group, and the other

---

基金项目：国家自然科学基金项目(30570193，30499341)；国家杰出青年基金(30625006)；教育部'新世纪优秀人才支持计划'(NCET-04-0521)

作者简介：时敏，女，1978 年生，助理研究员，从事分子生物学和分子进化研究

* 通讯作者 Author for correspondence，E-mail：xxchen@zju.edu.cn

收稿日期 Received：2006-07-31；接受日期 Accepted：2006-11-16

tribes, tribe Doryctini and tribe Hecabolini, were paraphyletic groups. There was no consistency between the topologies of phylogenetic trees generated by different analysis methods with different data, in accordance with the results of morphological and biological research of the subfamily, suggesting that more work should be done to resolve the phylogenetic relationships among genera and tribes of the subfamily Doryctinae.

Key words: Braconidae; Dorycinae; Phylogeny; 28S rDNA D2; morphological characters

矛茧蜂亚科 Doryctinae 是茧蜂科中分布范围广，包含类群多，异质性程度高的一个亚科，目前已描述了 162 属超过 1 175 个种(Marsh, 1997, 2002; Belokobylskij, 2001)。该亚科大部分种类分布在热带和亚热带地区，特别在新热带区的多样性程度很高，现在已知的属中有三分之二分布于该地区(Shenefelt and Marsh, 1976; Belokobylskij, 1992; Marsh, 1993, 1997)。矛茧蜂亚科中大部分种类外寄生于隐蔽性生活的鞘翅目幼虫上，少数种类寄生于鳞翅目(特别是潜叶蛾类)和植食性膜翅目(特别是长颈树蜂科 Xiphydriidae)，个别种类(丝茧蜂属 *Sericobracon* Shaw)内寄生于纺足目昆虫；还有一些类群如奇异茧蜂属 *Allorhogas* Gahan 和滑秃茧蜂属 *Psenobolus* Reinhard，可能还包括奎氏茧蜂属 *Donquickeia* Marsh，属于植食性(Shaw and Edgerly, 1985; de Macêdo and Monteiro, 1989; Belokobylskij, 1996; Ramírez and Marsh, 1996; Penteado-Dias, 1999)。特别是，该亚科中的高角茧蜂族 Ypsistocerini 在新热带区被发现于白蚁巢中，寄主情况虽然还不明，但是至少代表了一类特殊的生物习性(Brues, 1923; Cushman, 1923; Kistner *et al*., 2000; Belokobylskij, 2002)。

现在大多数学者所接受的矛茧蜂亚科高级阶元分类系统来自于 Shenefelt 和 Marsh(1976)(包括矛茧蜂族 Doryctini、条背茧蜂族 Rhaconotini、奇特茧蜂族 Ecphylini、方头茧蜂族 Hecabolini、厚腿茧蜂族 Histeromerini、具齿茧蜂族 Odontobraconini 和冠影茧蜂族 Stephaniscini 等 7 个族)，Fischer(1981)(包括矛茧蜂族 Doryctini、奇特茧蜂族 Ecphylini、旗腹茧蜂族 Evaniodini、方头茧蜂族 Hecabolini、厚腿茧蜂族 Histeromerini、具齿茧蜂族 Odontobraconini、条背茧蜂族 Rhaconotini、冠影茧蜂族 Stephaniscini 和柄腹茧蜂族 Spathiini 等 9 个族)和 Belokobylskij(1992, 1993)(包括双孔茧蜂族 Binareini、矛茧蜂族 Doryctini、奇特茧蜂族 Ecphylini、旗腹茧蜂族 Evaniodini、方头茧蜂族 Hecabolini、断脉茧蜂族 Heterospilini、具槽茧蜂族 Holcobraconini、异唇茧蜂族 Labaniini、棘脊茧蜂族 Leptorhaconotini、暗茧蜂族 Percnobraconini、丝茧蜂族 Sericobraconini、柄腹茧蜂族 Spathiini、冠影茧蜂族 Stephaniscini 和同腹茧蜂族 Syngastrini 等 14 个族)的分类系统。Fischer(1981)系统中将矛茧蜂族 Doryctini 又分成 7 个亚族，Belokobylskij(1992, 1993)在系统研究所有属的模式标本和共同衍征后，增加了 4 个新族和 12 个亚族，Belokobylskij(1994)又增加了一个新族：吉丁茧蜂族 Siragrini。

矛茧蜂亚科内系统发育的研究几乎是空白。由于这一类群中外部形态特征趋同进化程度很高，部分学者对矛茧蜂亚科是否为一个单系群仍持疑问态度(Quicke *et al*., 1992)。Belokobylskij 等(2004)利用成虫外部特征和部分内部解剖结构及幼虫形态特征对矛茧蜂亚科内的属间系统关系进行了分析，依据特征分析的经验推断，认为本亚科内部一些较大的族(矛茧蜂族 Doryctini、方头茧蜂族 Hecabolini 和柄腹茧蜂族 Spathiini)为单系群，其他族为非单系群或系统关系不明。本文首次结合同源核糖体 28S rDNA D2 基因序列及形态学、解剖学特征，应用生物信息学软件，基于不同的系统发育分析方法，对矛茧蜂亚科进行了系统发育分析，以期望揭示部分矛茧蜂亚科内各类群间的系统关系，为进一步研究矛茧蜂亚科的系统发育奠定一定的基础。

1 材料与方法

1.1 分析种类

本研究共分析研究了矛茧蜂亚科内 6 族 15 属 18 种的样品(表 1)。表中矛茧蜂亚科属的排列参照 van Achterberg(1997)的系统。

1.2 序列比对及分析

本文所使用的序列均来自 GenBank 中注册的序列，为其他研究者在研究其他类群时涉及的零散数据，我们进行了收集和分析(表 1)。28S rDNA D2 变异区序列使用 CLUSTAL X1.81(Thompsom *et al*., 1997)进行比对分析。我们用软件 Clustal X 以不同的“空位开放(gap opening)”和“空位延伸(gap extension)”参数设置对序列进行了比对，得到最终比对长度不同的的结果，这与 Morrison 和 Ellis(1997)中

的结果相吻合。Morrison 和 Ellis（1997）提到，软件 Clustal W 对多重序列进行比对的过程中设置了不同参数，结果导致最终比对长度相互之间发生极大的变化。由于在 Clustal X 1.81 中默认的参数设置（gap opening 15，gap extension 6.66）是经过 142 个不同比对设置与算法结合进行检测后判定的最适参数，所以本研究中的多重序列比对选择了默认参数设置。比对结果以 NEXUS 格式输出。通过比对得到最终长度为 415 bp（包含空位 gap）。

1.3　形态特征矩阵

本研究借鉴 Belokobylshij 等（2004）的特征分析结果，选取了 100 个形态学和解剖学特征，以属为分类单元赋予得分值（见附表 1），各形态特征的状态极性判断见附表 2。

表 1　研究样品及序列在 GenBank 中的序列号和序列 GC 含量

Table 1　Taxa examined，GenBank accession numbers and GC content of sequences

分类单元 Taxa	序列号 GenBank accession no.	GC%
Tribe Doryctini Foerster，1862		
Caenophanes sp. U.K.	AJ302888[1]	45.13%
Doryctes multator（Thunberg，1822）	AJ302893[1]	48.02%
Doryctes gyljak Shestakov，1940	AJ302892[1]	47.29%
Hypodoryctes sibiricus Kokoujev，1900	AJ302895[1]	48.28%
Ontsira imperator（Haliday，1836）	AJ302899[1]	47.54%
Rhaconotus formosanus Watanabe，1934	AJ302901[1]	46.27%
Tribe Hecabolini Foerster，1862		
Hecabolus sp. U.K.	Z83600[2]	48.03%
Heterospilus separatus Fischer，1960	Z97969[3]	45.93%
Heterospilus prosopidis Viereck，1910	Z83599[2]	44.94%
Leluthia sp. U.K.	AJ302896[1]	47.51%
Parallorhogas sp. U.K.	AJ302900[1]	47.51%
Polystenus rugosus Foerster，1862	Z97971[3]	44.58%
Tribe Ecphylini Hellín，1957		
Ecphylus sp. U.K.	AJ302894[1]	39.33%
Tribe Siragrini Belokobylskij，1994		
Jarra maculipennis Marsh & Austin，1994 1	Z97970[3]	44.18%
Jarra maculipennis Marsh & Austin，1994 2	AJ302928[1]	44.18%
Syngaster lepidus Brullé，1846	AJ245698[4]	42.30%
Tribe Spathiini Foerster		
Spathius sp. U.K.	AJ302903[1]	46.00%
Tribe Holcobraconini Cameron，1905		
Zombrus bicolor（Enderlein，1912）	AJ302906[1]	42.54%
Outgroup		
Rogadinae		
Aleiodes coxalis（Spinola，1808）	Z83611[2]	
Clinocentrus politus Chen et He，1997	AY167658[5]	
Stiropius sp. U. K.	AJ302904[1]	
Hormiinae		
Hormius sp. France	Z97965[3]	
Braconinae		
Bracon minutator（Fabricius，1798）	AJ296033[2]	
Gnamptodinae		
Gnamptodon pumilo（Nees，1834）	Z93662[7]	
Exothecinae		
Colastes incertus（Wesmael，1835）	Z83610[2]	
Rhysipolis sp.	AJ302902[1]	
Rhyssalinae		
Rhyssalus sp. U.K.	Z83603[2]	
Dolopsidea indagator（Haliday，1836）	AF029136[8]	
Microgastrinae		
Cotesia flavipes（Cameron，1891）	AJ535942[9]	

[1] Belshaw and Quicke，2002；[2] Belshaw and Quicke，1997；[3] Belshaw *et al*.，1998；[4] Belshaw *et al*.，2000；[5] Chen *et al*.，2003；[6] Belshaw *et al*.，2001；[7] Gimeno *et al*.，1997；[8] Dowton and Austin，1998；[9] Michel-Salzat and Whitfield，2004.

1.4 外群的选择

根据外群选择原则，本研究分别选择了‘圆口类 cyclostomes’和‘非圆口类 non-cyclostomes’中隶属 7 个亚科的 11 种茧蜂作为矛茧蜂亚科属内系统发育分析的外群，它们分别为“圆口类”的内茧蜂亚科 Rogadinae（脊茧蜂属 *Aleiodes*、横纹茧蜂属 *Clinocentrus*、潜蛾茧蜂属 *Stiropius*）、索翅茧蜂亚科 Hormiinae（索翅茧蜂属 *Hormius*）、茧蜂亚科 Braconinae（茧蜂属 *Bracon*）、塬腹茧蜂亚科 Gnamptodinae（塬腹茧蜂属 *Gnamptodon*）、异茧蜂亚科 Exothecinae（异茧蜂属 *Colastes*、直脊茧蜂属 *Rhysipolis*）、皱腰茧蜂亚科 Rhyssalinae（皱腰茧蜂属 *Rhyssalus*、谍茧蜂属 *Dolopsidea*）和‘非圆口类’的小腹茧蜂亚科 Microgastinae（盘绒茧蜂属 *Cotesia*）。根据 Quicke 和 van Achterberg（1990）和 Shi 等（2005）对整个茧蜂科各类群的系统发育研究结果，“圆口类”和‘非圆口类’是茧蜂科内两个相对独立的类群，所以在系统发育运算中以‘非圆口类’的小腹茧蜂亚科（盘绒茧蜂属 *Cotesia*）为根，检验属于‘圆口类’的矛茧蜂亚科是否为一个单系群。

1.5 分子数据与形态特征数据的拼接

利用 PAUP 4.0 beta 10（Swofford，2001）将经过 MacClade4.0（Maddison and Maddison，2001）处理的形态学特征矩阵和 DNA 序列矩阵进行拼接，具体方法参见 Shi 等（2005）。

1.6 系统发育分析

采用 PAUP* 4.0（beta 10）（Swofford，2001）进行最大简约法（maximum parsimony method，MP）的运算，用启发式搜索（heuristic parsimony search）（Hillis *et al*.，1996）寻找最简约树，参数设定为 1 000 次序列的随机增加（1 000 replicates of random addition sequences）；分支互换采用 TBR（tree-bisection-reconnection）并且每一次互换最终只保留一个严格一致最简约树；进行简约分析时，所有数据被设定为无序未加权状态，序列转化给予低重（downweighting），空位（gap）作为第 5 个新特征。最后系统树分支在统计学的上的可靠性由 1 000 次自举检验（bootstrap）（Felsenstein，1985）进行检验。

采用 MrBayes 3.0B4（Huelsenbeck and Ronquist，2001）进行贝叶斯法分析，运算中马尔科夫链的蒙特卡罗方法（Markov chain Monte Carlo process）设置为 4 条链同时运行，3 条热链 1 条冷链；形态特征数据使用默认分析模型，而根据 Modeltest 3.04（Posada and Crandall，1998）对 28rDNA D2 变异区序列进行相应模型比较分析后确认其最佳分析模型为 GTR + Γ 模型（General time reversible mode）（Yang and Rannala，1997；Huelsenbeck *et al*.，2001），以随机树为起始树，运行 5 000 000 代，每 250 次抽样一次；在舍弃老化样本（burn-in samples）后，根据剩余的样本构建一致树并计算参数贝叶斯后验概率 Bayesian posterior probabilities（P_{bay}）。

2 结果与分析

2.1 序列碱基组成分析结果

利用 PAUP* 4.0 beta10 软件，对矛茧蜂亚科 28S rDNA D2 的序列碱基组成、成对遗传距离和碱基替代情况进行了分析。从表 1 中可以看出矛茧蜂亚科 28S rDNA D2 变异区的序列碱基组成为 GC 百分含量范围从 39.33% ~ 48.28%，平均为 45.91%。从表 2 中可以看出成对序列之间遗传距离为，奇特茧蜂族 Ecphylini（奇特茧蜂属 *Ecphylus*）与其他族序列的遗传最大，为 0.17 至 0.24；矛茧蜂族 Doryctini 内序列之间的遗传距离在 0.050 至 0.155 之间，其中同属（矛茧蜂属 *Doryctes*）的序列遗传距离为 0.002，与其他族序列的遗传距离都在 0.11 至 0.21 之间变动；方头茧蜂族 Hecabolini 内序列遗传距离较大，在 0.08 至 0.18 之间，其中断脉茧蜂属 *Heterospilus* 中两条序列之间的遗传距离较高，达 0.114，与其他族序列的遗传距离在 0.1 至 0.19 之间变动；吉丁茧蜂族 Siragrini、柄腹茧蜂族 Spathiini 和具槽茧蜂族 Holcobraconini 这 3 个族与其他各族序列的遗传距离大致在 0.1 至 2.0 左右的范围变动。碱基替代情况来讲，矛茧蜂亚科各成员间序列变异位点上颠换（transversion）大于转换（transition）。

在系统发育分析的 415 个位点中，178 个为保守位点（占全部位点的 42.89%），157 个位点为变异且有简约信息的位点（占全部位点的 37.83%）。

2.2 系统发育分析结果

用 PAUP* 和 MrBayes 分析的结果见图 1 ~ 2，同时我们在图中列出每一个系统发育树的自举检验值（%）或贝叶斯验后概率。由 PAUP* 依据最大简约法（MP）得出最简约树的多次合意树分别为 tree length（树长）= 754，CI = 0.5712，RI = 0.5031，HI = 0.4955（图 1：A）和 tree length（树长）= 983，CI = 0.5738，RI = 0.5041，HI = 0.4857（图 2：A）。

根据用最大简约法和贝叶斯法对单一基因的分子数据和分子数据与形态特征结合的分子结果，首

先都支持了矛茧蜂亚科是一个单系，其次发现在矛茧蜂亚科中根据目前分类体系所定义的族大都为并系类群。

表 2　矛茧蜂亚科 28S rDNA D2 基因片段序列颠换/转换(上三角)和序列差异(下三角)

Table 2　Transversion /transition frequency (above triangle) and difference (below triangle) of 28S rDNA D2 gene sequences of Doryctinae

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1. *Zombrus bicolor*	***	11/51	8/34	16/37	14/36	23/33	23/33	15/42	14/35	20/59	13/43	19/39	13/55	19/38	24/48	25/45	20/40	17/36
2. *Spathius* sp.	0.164	***	6/40	15/44	10/41	19/34	19/34	12/34	10/39	10/58	9/42	14/38	10/38	21/35	20/47	23/46	19/38	12/35
3. *Rhaconotus formosanus*	0.106	0.122	***	14/37	9/23	17/29	17/29	9/40	8/22	19/48	7/23	12/22	9/49	20/29	18/44	21/38	16/36	10/33
4. *Parallorhogas* sp.	0.134	0.154	0.129	***	17/27	18/24	18/24	13/26	19/31	16/60	16/27	21/26	15/50	19/33	19/36	24/35	18/30	11/21
5. *Ontsira imperator*	0.124	0.135	0.081	0.110	***	21/22	21/22	11/27	13/17	23/58	8/12	13/11	13/49	21/26	20/42	25/38	20/27	13/28
6. *Jarra maculipennis*	0.140	0.143	0.116	0.107	0.107	***	0/0	16/24	18/22	23/55	15/24	20/23	19/46	12/20	24/36	2/33	21/33	18/21
7. *Jarra maculipennis*	0.140	0.143	0.116	0.107	0.107	0.000	***	16/24	18/22	23/55	15/24	20/23	19/46	12/20	24/36	2/33	21/33	18/21
8. *Leluthia* sp.	0.142	0.119	0.098	0.098	0.095	0.100	0.100	***	13/31	22/55	9/23	13/22	15/45	18/40	13/42	19/38	13/35	3/19
9. *Hypodoryctes sibiricus*	0.122	0.127	0.075	0.120	0.075	0.100	0.100	0.110	***	20/60	9/21	14/20	10/48	20/29	18/47	20/39	19/33	14/27
10. *Ecphylus* sp.	0.204	0.205	0.174	0.205	0.215	0.201	0.201	0.195	0.203	***	21/26	26/60	17/61	30/58	28/52	30/61	25/59	20/54
11. *Doryctes multator*	0.140	0.134	0.075	0.108	0.050	0.097	0.097	0.080	0.075	0213	***	5/3	10/48	14/31	18/41	22/40	18/34	11/26
12. *Doryctes gyljak*	0.144	0.137	0.086	0.118	0.059	0.107	0.107	0.089	0.085	0.220	0.020	***	15/45	20/29	23/40	27/39	22/33	14/26
13. *Caenophanes* sp.	0.176	0.126	0.149	0.169	0.164	0.172	0.172	0.155	0.149	0.210	0.149	0.155	***	22/51	24/53	26/49	21/53	16/46
14. *Syngaster lepidus*	0.141	0.151	0.123	0.150	0.116	0.080	0.080	0.119	0.121	0.224	0.112	0.121	0.189	***	23/41	24/33	22/30	20/27
15. *Polystenus rugosus*	0.179	0.174	0.156	0.137	0.153	0.150	0.150	0.136	0.162	0. 206	0.147	0.155	0.178	0.174	***	27/44	25/45	12/37
16. *Heterospilus separatus*	0.177	0.184	0.151	0.150	0.159	0.137	0.137	0.146	0.165	0.237	0.156	0.163	0.196	0.144	0.178	***	16/29	18/35
17. *Heterospilus prosopidis*	0.150	0.151	0.131	0.121	0.117	0.113	0.113	0.122	0.130	0.217	0.130	0.136	0.192	0.129	0.174	0.114	***	16/33
18. *Hecabolus* sp.	0.131	0.121	0.108	0.080	0.101	0.097	0.097	0.057	0.102	0.189	0.092	0.099	0.138	0.138	0.120	0.138	0.122	***

3　讨论

3.1　矛茧蜂亚科的单系性

很多学者对根据形态特征所定义的传统矛茧蜂亚科的单系性有所怀疑，Quicke 等(1992)认为矛茧蜂亚科所具有的亚科级特征如头部立方形、后头脊完整及前足胫节具一列明显的钉状刺可能是其他“圆口类”亚科也具有的共有祖征，如‘前足胫节具一列明显的钉状刺’这个经常用来鉴别矛茧蜂亚科的特征，“圆口类”的内茧蜂亚科、茧蜂亚科和皱腰茧蜂亚科，甚至‘非圆口类’的怒茧蜂亚科 Origilinae 中的剑怒茧蜂属 *Doryctorgilus*(Braet and van Avchterberg，2003)都具有这个特征。而 Belokobylshij 等(2004)在对内部器官结构进行分析的基础上发现了目前支持该亚科单系性的最新形态学证据——“两个次级毒腺导管的着生位置相互分离”，这一结构特征在个矛茧蜂亚科中独有。在我们利用不同算法的运算中，所获得的系统发育树的拓扑结构虽然不完全一致，但的确发现矛茧蜂亚科是一个界限分明的自然单系群。

3.2　矛茧蜂亚科内的系统发育

由于缺乏明显的共有衍征，所以传统上不同学者对于矛茧蜂亚科中各属级阶元划分的标准是依据各种形态特征的组合，或者在这些特征组合的基础上对其演化趋势的进一步推测，这正是矛茧蜂亚科内部属以上阶元分类到现在还存在极大不统一的关键原因。虽然 Belokobylshij 等(2004)对本亚科系统发育分析进行了尝试，但是由于受到方法上的限制(没有应用系统发育分析软件进行分析)，其结果仍然主要是经验推断和假设。

本文依据对核糖体 28S rDNA D2 变异区序列单独分析或者与形态特征结合分析的结果表明，在亚科内部除了支持吉丁茧蜂族 Siragrini 为单系群外，其他的族(如矛茧蜂族 Doryctini、方头茧蜂族 Hecabolini 等)都是并系，这一结果与 Belokobylskij 等(2004)的结论不相一致。在方头茧蜂族 Hecabolini 中，斜沟茧蜂属 *Leluthia*、方头茧蜂属 *Hecabolus*、多窄茧蜂属 *Polystenus* 和拟奇异茧蜂属 *Parallorhogas* 这 4 个成员组成一个单系(图 1A、B 和图 2B)，矛茧蜂族 Doryctini 族中陡盾茧蜂属 *Ontsira* 和矛茧蜂属 *Doryctes* 组成一个姐妹群(图 1-2)。

基于不同算法和利用不同类型数据分析所得的矛茧蜂亚科内部分群结果之间差异较大，互不相同。利用 PAUP* 以最大简约法对 28S rDNA D2 片段分析发现柄腹茧蜂族 Spathiini(柄腹茧蜂属 *Spathius*)位于基部，奇特茧蜂族 Ecphylini(奇特茧蜂属 *Ecphylus*)位于相对基部的位置，其余的矛茧蜂成员能分成 5 个分支，分别为刺足茧蜂属 *Zombrus* + 条背茧蜂属 *Rhaconotus*，寡矛茧蜂属 *Hypodoryctes*，棘皮茧蜂属

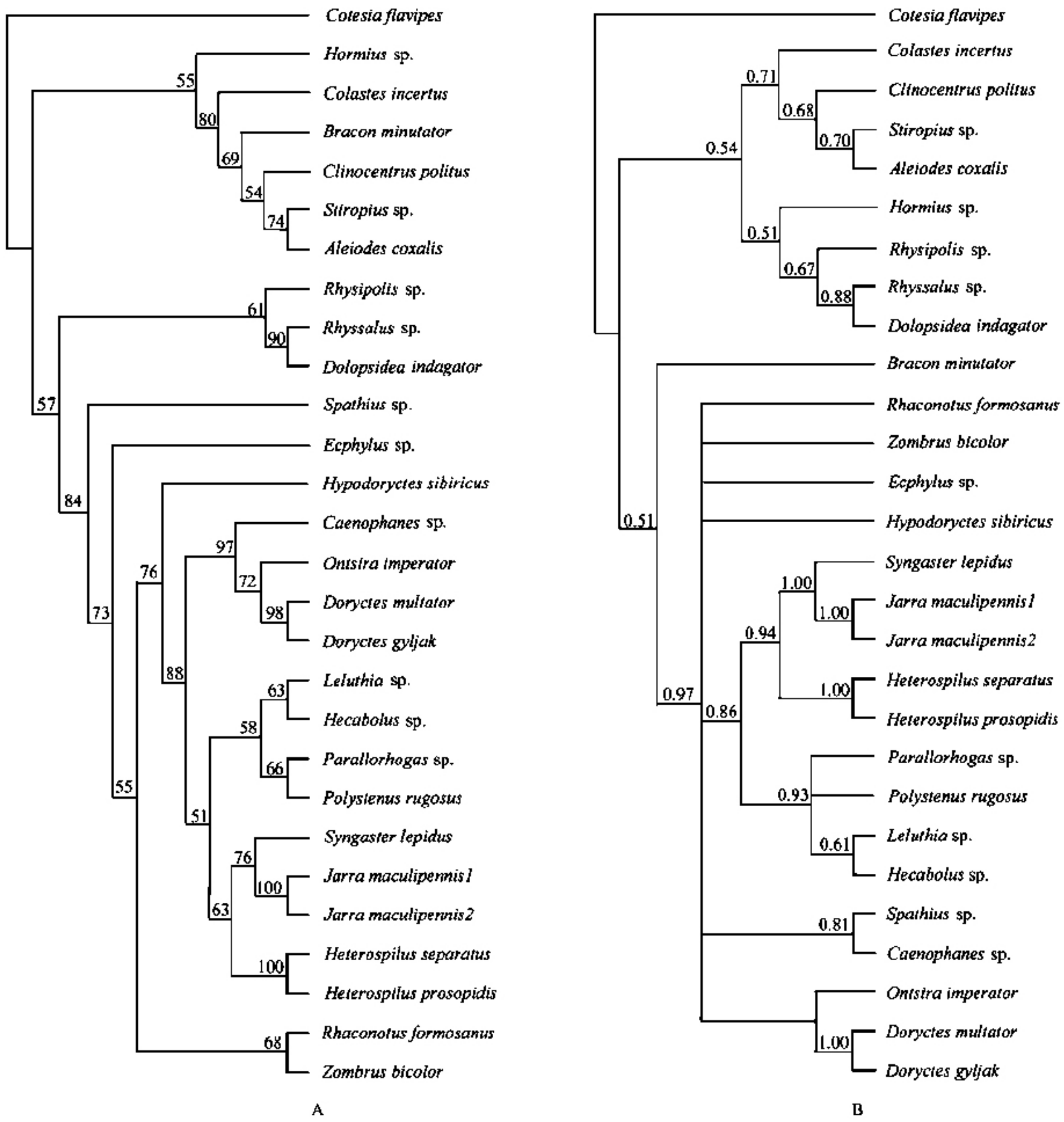

图 1 基于 28S rDNA D2 序列数据的矛茧蜂亚科系统发育分析

Fig. 1 Phylogeny of Doryctinae based on the DNA sequences of D2 region of 28S rDNA

A：PAUP* 软件最大简约法(MP)的分析结果，结点上数字为自举检验值(%)；B：MrBayes 软件贝叶斯法的分析结果，结点上数字为贝叶斯验后概率。A：MP method by PAUP* with bootstrap values；B：Bayesian method by MrBayes with Bayesian posterior probabilities.

Caenophane +（陡盾茧蜂属 *Ontsira* + 矛茧蜂属 *Doryctes*），（斜沟茧蜂属 *Leluthia* + 方头茧蜂属 *Hecabolus*）+（多窄茧蜂属 *Polystenus* + 拟奇异茧蜂属 *Parallorhogas*），以及（同腹茧蜂属 *Syngaster* + 贾拉茧蜂属 *Jarra*）+ 断脉茧蜂属 *Heterospilus*，其中只有第 3、4 分支的成员各自源于同一个族（方头茧蜂族 Hecabolini 和矛茧蜂族 Doryctini）（图 1A）。利用 MrBayes 以贝叶斯法对 28S rDNA D2 片段分析发现，条背茧蜂属 *Rhaconotus*（矛茧蜂族 Doryctini）、刺足茧蜂属 *Zombrus*（具槽茧蜂族 Holcobraconini）、奇特茧蜂属 *Ecphylus*（奇特茧蜂族 Ecphylini）和寡矛茧蜂属 *Hypodoryctes*（矛茧蜂族 Doryctini）这 4 个属地位不明，其余的属分成 3 个分支，分别为陡盾茧蜂属 *Ontsira* + 矛茧蜂属 *Doryctes*、柄腹茧蜂属 *Spathius* + 棘皮茧蜂属 *Caenophanes* 和吉丁茧蜂族 Siragrini + 方头茧蜂族 Hecabolini（图 1B）。利用 PAUP* 将 28S rDNA D2 片段与形态特征结合起来以最大简约法分析发现，“陡盾茧蜂属 *Ontsira* + 矛茧蜂属 *Doryctes*”（矛茧蜂族

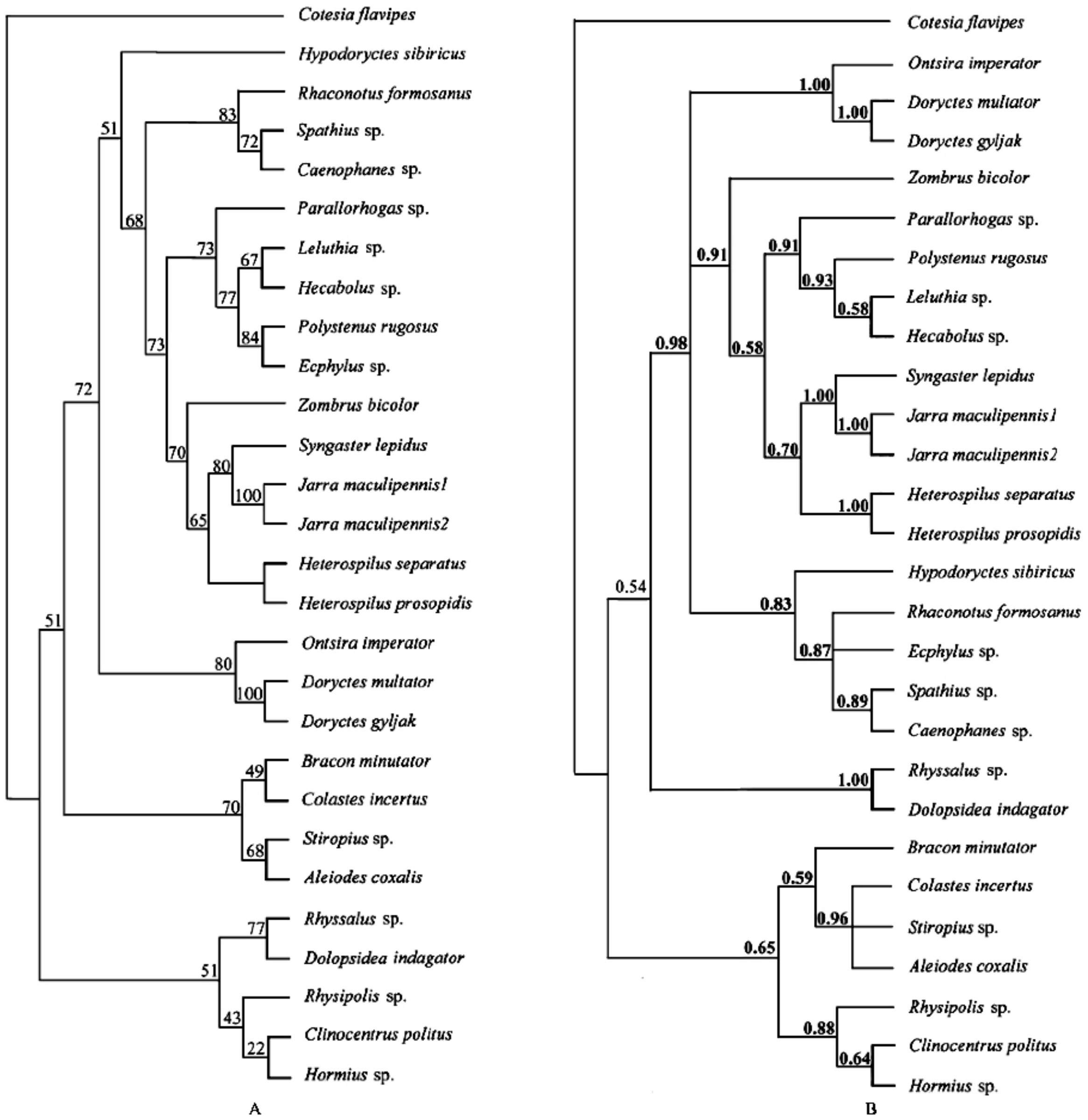

图 2　基于结合 28S rDNA D2 片段基因序列与形态特征的矛茧蜂亚科系统发育分析

Fig. 2　Phylogeny of Doryctinae based on the combined morphological characters and DNA sequences of D2 region of 28S rDNA

A：PAUP* 软件最大简约法（MP）的分析结果，结点上数字为自举检验值（%）；B：MrBayes 软件贝叶斯法的分析结果，结点上数字为贝叶斯验后概率。A：MP method by PAUP* with bootstrap values；B：Bayesian method by MrBayes with Bayesian posterior probabilities.

Doryctini）位于最基部，其余的分为 4 支，分别为寡矛茧蜂属 *Hypodoryctes*、条背茧蜂属 *Rhaconotus* +（柄腹茧蜂属 *Spathius* + 棘皮茧蜂属 *Caenophanes*）、拟奇异茧蜂属 *Parallorhogas* +（（斜沟茧蜂属 *Leluthia* + 方头茧蜂属 *Hecabolus*）+（奇特茧蜂属 *Ecphylus* + 多窄茧蜂属 *Polystenus*））和刺足茧蜂属 *Zombrus* +（（同腹茧蜂属 *Syngaster* + 贾拉茧蜂属 *Jarra*）+ 断脉茧蜂属 *Heterospilus*）（图 2A）。利用 MrBayes 将 28S rDNA D2 片段与形态特征结合起来以贝叶斯发分析发现矛茧蜂成员能分成 3 个分支，分别为陡盾茧蜂属 *Ontsira* + 矛茧蜂属 *Doryctes*、刺足茧蜂属 *Zombrus* +（（拟奇异茧蜂属 *Parallorhogas* +（多窄茧蜂属 *Polystenus* +（斜沟茧蜂属 *Leluthia* + 方头茧蜂属 *Hecabolus*）））+（（同腹茧蜂属 *Syngaster* + 贾拉茧蜂属 *Jarra*）+ 断脉茧蜂属 *Heterospilus*））和寡矛茧蜂属 *Hypodoryctes* +（条背茧蜂属 *Rhaconotus* + 奇特茧蜂属 *Ecphylus* +（柄腹茧蜂属 *Spathius* + 棘皮茧蜂属 *Caenophane*））（图 2B）。

从上述分析结果来看，矛茧蜂亚科是一个异源水平很高的类群，仅仅利用一个基因和形态特征数据还无法比较满意地揭示其亚科内的系统发育关系，这有待于今后引入更多的内群、利用更多的不同进化程度基因分子数据结合更完善的形态特征、解剖结构和生物学特征做进一步研究和分析。

参 考 文 献（References）

Belokobylskij SA，1992. On the classification and phylogeny of the braconid wasps subfamilies Doryctinae and Exothecinae（Hymenoptera：Braconidae）. Ⅰ. Classification. 1. *Entomologicheskoe Obozrenie*，71：900－928（in Russian）.

Belokobylskij SA，1993. On the classification and phylogeny of the braconid wasps subfamilies Doryctinae and Exothecinae（Hymenoptera：Braconidae）. Ⅱ. Phylogeny. *Entomologicheskoe Obozrenie*，72：891－914（in Russian）.

Belokobylskij SA，1994. A new tribe of the subfamily Doryctinae from Papua New Guinea（Hymenoptera：Braconidae）. *Zoosystematica Rossica*，3：141－145.

Belokobylskij SA，1996. Parasitism on the beetles（Coleoptera）as important stage in the evolution of braconid wasps（Hymenoptera，Braconidae）. Part 1. *Entomologichekoe Obozrenie*，75：660－676（in Russian）.

Belokobylskij SA，2001. New species of the genera *Rhaconotus Ruthe*，*Ipodoryctes* Granger and *Arhaconotus* Blkb. from the Oriental region（Hymenoptera：Braconidae：Doryctinae）. *Zoosystematica Rossica*，10：101－162.

Belokobylskij SA，2002. Two new Oriental genera of Doryctinae（Hymenoptera，Braconidae）from termite nest. *Journal of Natural History*，36：953－962.

Belokobylskij SA，Zaldivar-Riverón A，Quicke DLJ，2004. Phylogeny of the genera of the parasitic wasps subfamily Doryctinae（Hymenoptera：Braconidae）based on morphological evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society*，142：369－404.

Belshaw R，Dowton M，Quicke DLJ，Austin AD，2000. Estimating ancestral geographical distributions：a Gondwanan origin for aphid parasitoids？*Proceedings of Royal Society of London*，*B*，*Biological Science*，267（1 442）：491－496.

Belshaw R，Fitton M，Herniou E，Gimeno C，Quicke DLJ，1998. A phylogenetic reconstruction of the Ichneumonoidea（Hymenoptera）based on the D2 variable region of 28S ribosomal RNA. *Systematic Entomology*，23：109－123.

Belshaw R，Lopez-vaamonde C，Degerli N，Quicke DLJ，2001. Paraphyletic taxa and taxonomic chaining：evaluating the classification of braconine wasps（Hymenoptera：Braconidae）using 28S D2-3 rDNA sequences and morphological characters. *Biological Journal of the Linnean Society*，73（4）：411－424.

Belshaw R，Quicke DLJ，1997. A molecular phylogeny of the Aphidiinae（Hymenoptera：Braconidae）. *Molecular Phylogenetics and Evolution*，7（3）：281－293.

Belshaw R，Quicke DLJ，2002. The robustness of ancestral state estimates：the evolution of life history strategy in ichneumonoid parasitoids. *Systematic Biology*，51：450－477.

Braet Y，van Achterberg C，2003. *Doryctorgilus* gen. nov. & other new taxa，with a study of the internal microsculpture of the ovipositor in the subfamily Orgilinae Ashmead（Hymenoptera：Braconidae）. *Zoologische Mededelingen*，77：127－152.

Brues CT，1923. *Termitobracon*，a termitophilous Braconidae from British Guiana. *Zoologica*，3：426－432.

Chen XX，Piao MH，Whitfield JB，He JH，2003. A molecular phylogeny of the subfamily Rogadinae（Hymenoptera：Braconidae）based on the D2 variable region of 28S ribosomal RNA. *Acta Entomologica Sinica*，46（2）：209－217.

Cushman RA，1923. A new subfamily of the Braconidae（Hymenoptera）from termite nest. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*，25：54－55.

de Macêdo MV，Monteiro RT，1989. Seed predation by a braconid wasp，*Alloehogas* sp.（Hymenoptera）. *Journal of the New York Entomological Society*，97：358－362.

Dowton M，Austin AD，1998. Phylogenetic relationships among the microgastroid wasps（Hymenoptera：Braconidae）：combined analysis of 16S and 28S rDNA genes and morphological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*，10（3）：354－366.

Felsenstein J，1985. Confidence limits on phylogenies：an approach using the bootstrap. *Evolution*，39：783－791.

Fischer M，1981. Versuch einer systematischen gliederung der Doryctinae，insbesondere der Doryctini，und redeskription nach material aus den Naturwissenschaftlichen Museum in Budapest（Hymenoptera，Braconidae）. *Polskie Pismo Entomologiczne*，51：41－99.

Gimeno C，Belshaw R，Quicke DLJ，1997. Phylogenetic relationships of the Alysiinae/Opiinae（Hymenoptera：Braconidae）and the utility of Cytochrome b，16S and 28S D2 rRNA. *Insect Molecular Biology*，6（3）：273－284.

Hillis DM，Moritz C，Mable BK，1996. Molecular Systematics. 2nd ed. Sinauer，Sunderland，MA. 1－655.

Huelsenbeck JP，Ronquist F，2001. Mr BAYES：Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*，17：754－755.

Huelsenbeck JP，Ronquist F，Nielsen R，Bollback JP，2001. Bayesian inference of phylogeny and its impact on evolutionary biology. *Science*，294：2 310－2 314.

Kistner DH，Jacobson RJ，Elliot DE，2000. Some interesting Braconidae that live with termite and their behavior（Hymenoptera：Isoptera：Termitidae，Nasutitermitinae）. *Sociobiology*，36：257－264.

Maddison DR，Maddison WP，2001. MacClade 4：Analysis of phylogeny and character evolution. Version 4.02. Sinauer Associates，Sunderland，Massachusetts.

Marsh PM，1993. Description of new western Hemisphere genera of the subfamily Doryctinae（Hymenoptera：Braconidae）. *Contributions of the American Entomological Institute*，28：1－58.

Marsh PM，1997. Doryctinae. In：Wharton RA，Marsh PM，Sharkey MJ，eds. Manual of the New Wolrd Genera of the Family Braconidae（Hymenoptera）. ISH Special Publication 1. Washington：International Society of Hymenopterists. 207－233.

Marsh PM，2002. The Doryctinae of Costa Rica（excluding the genus

Heterospilus). *Memoirs of the American Entomological Institute*, 70:1–139.

Michel-Salzat A, Whitfield JB, 2004. Preliminary evolutionary relationships within the parasitoid wasp genus *Cotesia* (Hymenoptera: Braconidae: Microgastrinae): combined analysis of four genes. *Systematic Entomology*, 29(3):371–382.

Morrison DA, Ellis JT, 1997. Effects of nucleotide sequence alignment on phylogeny estimation: a case study of 18S rDNA of apicomplexa. *Mol. Boil. Evol.*, 14(4):428–441.

Penteado-Dias AM, 1999. Biological notes and larval morphology of *Donquickeia* (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae). In: Austin A, Dowtom M eds. Hymenoptera: Evolution, Biodiversity and Biological Control. Canberra: CSIRO. 296–299.

Posada D, Crandall KA, 1998. MODELTEST: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics*, 14:817–818.

Quicke DLJ, van Achterberg C, 1990. Phylogeny of the subfamilies of the family Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea). *Zoologische Verhandelingen Leiden*, 258:1–95.

Quicke DLJ, Tunstead J, Falco JV, Marsh PM, 1992. Venom gland apparatus in cyclostome braconid wasps with special reference to the subfamily Doryctinae (Insecta, Hymenoptera, Braconidae). *Zoologica Scripta*, 27:319–331.

Ramírez WB, Marsh PM, 1996. A review of the genus *Psenobolus* (Hymenoptera: Braconidae) from Costa Rica, an inquiline fig wasps with brachypteraous males, with description of two new species. *Journal of Hymenoptera Research*, 5:64–72.

Shaw MR, Edgerly JR, 1985. A new braconid genus (Hymenoptera) parasitising websoinners (Embiidina) in Trinidad. *Psyche*, 92:505–511.

Shenefelt RD, Marsh PM, 1976. Braconidae 9. Doryctinae. Hymenoptera Catalog. (nov. e.), 13. W. Junk 's-Gravenhage. The Hague. 1 263–1 424.

Shi M, Chen XX, van Achterberg C, 2005. Phylogenetic relationships among the Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea) inferred from partial 16S rDNA, 28S rDNA D2, 18S rDNA gene seqences and morphological characters. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37:104–116.

Swofford DL, 2001. PAUP*: Phylogenetic Anallysis Using Parsimony (* and Other Methods). Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Thompson JD, Gibson TJ, Plewniak F, Jeanmougin F, Higgins DG, 1997. The ClustalX windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research*, 24:4 876–4 882.

van Achterberg C, 1997. Braconidae. An Illustrated Key to All Subfamilies. ETI World Biodiversity Database CD-ROM Series.

Yang Z, Rannala B, 1997, Bayesian phylogenetic inference using DNA sequences: a Markov chain Monte Carlo method. *Journal of Molecular Evolution*, 14:717–724.

(责任编辑：袁德成)

附表 1 用于矛茧蜂亚科 Doryctinae 系统发育分析的形态特征状态(多态状态以 A = 0 1; B = 1 2)

Appendix 1 Morphological character states for phylogenetic analyses of Dorytcinae (polymorphic states added as: A = 0 1; B = 1 2)

分类单元	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100
Caenophanes	00? 0000000	0001000000	? 0A000? 1? 0	100100000?	A011001000	01000?? 01?	000???????	??????????	?? 1? 010000	00100000??
Doryctes	00? 000000A	000A010000	? 0A000? 010	000A00000?	1011001000	01A0A0000A	0001001010	0110? 0001A	1211001100	0000011000
Ecphylus	00? 01011? 0	00A0000000	? 0A01?? 010	100101? 10?	? A11000000	00? 00?? 0A0	0012010110	1110? 00010	1211210000	0010000001
Hecabolus	00? 0000000	0000000000	? 0101?? 010	? 10A000011	101A001000	01100?? 000	0000000011	1110? 00010	121? 011000	0000100011
Heterospilus	00? 0A00000	00AA0A0000	? 0A000? 1? 0	? 101000011	AA1100100A	011A0?? A00	0000001A11	1010? 01010	1B11011000	0000000020
Hypodoryctes	00? 000000A	0000000000	? 00000? 010	000100000?	1010001000	0110A01000	0A01001010	0011? 01110	1211010000	001000000?
Jarra	110000000A	000A000000	? 00000? 010	000100000?	A01A001000	011A0?? 000	00000000? 1	0111? 01010	1211011000	00200000??
Leluthia	00? 0000000	00AA010000	? 010A0? 010	? 10000001A	1011001000	0110A0000A	00A1000BA1	0011? 00010	0211011000	000000000?
Ontsira	00? 0000000	0000000000	? 00000? 010	000100000?	101A00100A	0AA00?? AA0	000A0012A1	0111? 01010	12110101? 0	000000002?
Parallorhogas	00? 0000000	00A0000000	? A0000? 010	? 10100000?	A01A001000	01A00?? A00	00010000? 1	1011? 0? 010	1? 1? 001000	00100000??
Polystenus	00? 0000000	001? 010000	? 0101?? 010	? 10100000?	1A11000000	0110100001	0011000010	1110? 00010	1211011000	000000000?
Phaconotus	00? 0A0000A	00AA00000	? 0A00A1000	10010A000?	A011001000	011AA1? A00	A000000011	1111? 00010	1B11010000	0010000020
Spathius	00? 000000A	00AA0A0000	? 00000? A00	B00100000?	A01A00A012	01A00?? 0A0	000100AA11	0011? 01010	1B10010000	0220000000
Syngaster	1110A0000A	0000000000	? A1000? 010	000000000?	0011000000	01101A010A	00110001? 0	0111? 01010	1211001110	101000002?
Zombrus	00? 0000010	0000010000	? 01000? 010	000000100?	1011000100	0110100001	00011? 1200	010? 11? 010	1211011111	003100002?
Aleiodes	00? 0A00000	00AA000000	? 01000? 010	00010A000?	100? 000000	01000? 0000	000???????	?? A000? A00	0010? 000??	??????? 000
Bracon	AAA000110A	01AA00AA10	? 1000AA010	A00001? 00?	00A10000A0	0110AA10A0	0A0B0001AA	010? 000020	20100000? 0	000? 0?? 000
Clinocentrus	00? 0000000	0000000000	? 00000? 010	000? 00000?	100? 000000	00? 00? 0000	00000001? 1	010? 000000	00100000??	??? 0??? 000
Colastes	00? 0000000	0000000000	? 00000? 010	000? 01? 00?	100? 000000	00? 00? 0000	0001001011	0001000000	00000000??	??? 0??? 000
Dolopsidea	00? 0000010	0000000000	? 00000? 010	000100000?	1010000000	00? 00?? 01?	0001000000	00????????	?????? 00??	??????????
Hormius	00? 0000010	00A0000000	? 0A000? 000	100100000?	100? 000000	00? 00? 00A0	0000010211	110? 00? 000	0010? 000??	??????? 000
Rhysipolis	00? 0000000	00000A0000	? 0A000? 010	00000A000?	A00? 000000	00? 00? 0000	0000010111	010? 000000	00100000? 0	00000?? 000
Rhyssalus	00? 0000010	000A000000	? 01000? 0A0	000000000?	A0A100000	0100000000	0000010201	000? 000000	00000000? 0	000? 0?? 000
Stiropius	00? 000000A	0001000000	? 00A00? 010	? 1010A000?	000? 000010	01100? 0000	000???????	?? 0? 000000	00100? 00??	??? 0??? 00?

附表 2　用于矛茧蜂亚科 Doryctinae 属间系统发育分析的 100 个特征及其特征状态

Appendix 2　Morphological characters and states used in phylogenetic analysis of Doryctinae

编号	特征	特征状态
外部形态		
1	触角柄节	短于下颚须宽的两倍（0）；等于或长于下颚须的两倍（1）。
2	触角柄节	无端叶（0）；有端叶（1）。
3	触角柄节的端叶（如果存在）	简单（0）；复杂，以一个强烈的侧脊为边缘（1）。
4	触角柄节与梗节端缘上的浓毛	（0）无；存在（1）。
5	触角第一鞭节	（0）长于第 2 节；等于或短于第 2 节（1）。
6	触角第一鞭节	（0）完全光滑或具细小刻纹；背面光滑，腹面具强烈的刻纹（1）。
7	下颚须	6 节（0）；5 节（1）；4 节（2）；3 节（3）；2 节（4）。
8	下唇须	4 节（0）；3 节（1）；2 节（2）。
9	下唇须的第 3 节	等于或长于第 2 节（0）；明显短于第 2 节（1）。
10	颚眼沟	缺（0）；存在（1）。
11	额	无侧突（0）；有侧突（1）。
12	后头脊	存在（0）；缺（1）。
13	头顶	不具刻条（0）；具刻条（1）。
14	头顶（如果不具刻条）	非颗粒状或颗粒组成皱纹状（0）；颗粒状或颗粒组成皱纹状（1）。
15	前胸背板	背面不具修饰或有一个小叶状突起（0）；有一个尖锐的刺或者突起（1）。
16	前胸背板	背面不具修饰或有一个尖锐的刺或者突起（0）；有一个小叶状突起（1）。
17	盾纵沟	完整或至少部分存在（0）；全缺（1）。
18	小盾片前沟	长而窄或中等长度（0）；相当短（1）。
19	胸腹侧脊	存在（0）；缺（1）。
20	并胸腹节的腹面，位于腹部着生处与后足基节窝之间的桥状结构	缺（0）；存在（1）。
21	并胸腹节的腹面，位于腹部着生处与后足基节窝之间的桥状结构（如果存在）	窄（0）；很宽，所以腹部几乎着生在并胸腹节的顶端（1）。
22	并胸腹节	全部或部分具刻纹（0）；几乎完全光滑（1）。
23	并胸腹节具脊的区域	至少在基部存在（0）；完全缺（1）。
24	前翅的缘室	末端关闭（0）；开放（1）。
25	前翅的 r-m 脉	存在（0）；缺（1）。
26	前翅的 r-m 脉（如果存在）	不成管状（0）；成管状（1）。
27	前翅的 r-m 脉（如果管状）	仅末端具气泡（0）；有两个气泡（1）；完全骨化（2）。
28	前翅 2-SR 脉	存在（0）；缺（1）。
29	前翅 m-cu 脉	后叉（0）；前叉或对接（1）。
30	前翅 cu-a 脉	后叉或对接（0）；前叉（1）。
31	前翅 CU1a 脉相对于 CU1 脉	不对接，3CU1 的长度长于 CU1b（0）；对接（1）；不对接，3CU1 的长度短于 CU1b（2）。
32	前翅的臂室	末端闭合（0）；开放（1）。
33	雄虫的前翅	不具包含 1-m 脉和 1-SR + m 脉的骨化大斑（0）；具包含 1-m 脉和 1-SR + m 脉的骨化大斑（1）。
34	后翅前缘 R1 脉上的翅钩	数目为 4-8（0）；数目为 3（1）。
35	后翅径室的 r 脉	缺（0）；存在（1）。
36	后翅 m-cu 脉	存在（0）；缺（1）。
37	后翅 m-cu 脉（如果存在）	不强烈的弯向翅的尖端（0）；强烈的弯向翅的尖端（1）。
38	后翅 cu-a 脉	存在（0）；缺（1）。
39	雄虫后翅上翅痣状斑	缺（0）；存在于 1-SC + R 脉的末端部位，边缘部分不向内凹（1）。
40	雄虫后翅上翅痣状的斑（如果存在）	如仅由 1-SC + R 脉的末端部分变宽形成（0）；包含 1-SC + RM 脉、M + CU、1M 脉的末端部分，已经 1r-m 脉的基部（1）。
41	后翅亚中室	小或中等大小，M + CU 脉是 1-m 脉的 0.2-1.0 倍（0）；明显扩大，M + CU 脉是 1-m 脉的 0.5 – 2.0 倍（1）。
42	后翅中室	闭合（0）；前缘后半部大范围开放（1）。
43	前足胫节上的刺	缺（0）；存在（1）。
44	前足胫节上的刺（如果存在）	多少有一定数目并且扩散（0）；通常较少并形成单列（1）。
45	前、中足腿节亚前端的齿（腹面）	缺（0）；存在（1）。
46	后足胫节背方的刺	缺（0）；存在（1）。
47	后足基节基腹面的齿	缺（0）；存在（1）。
48	后足基节	背面不具齿（0）；具一到几个齿（1）。
49	腹部第 1 节背凹	存在，多少明显（0）；很小或不明显（1）。
50	腹部第 1 节端腹片	短，大约等于腹节长度 0.2 – 0.25 倍，不与腹节腹面的边缘愈合，无腹柄（0）；长，大约等于腹板长度 0.3 – 0.5 倍，与与腹节腹面边缘的前端愈合，腹柄存在，但不完全（1）。

续附表 2

编号	特征	特征状态
51	第 1 和第 2 腹节背板	不愈合(0)；愈合(1)。
52	腹节背板的侧面	相互之间不分离(0)；至少 2、3 腹节间相互分离(1)。
53	腹节背板的侧面(如果分离)	只有 2、3 腹节间相互分离(0)；所有腹节间相互分离(1)。
54	腹部第 2 节背板	无前端透明(晶体状)的区域(0)；具前端透明(晶体状)的区域(1)。
55	腹部第 2 节背板	无基区(0)；有基区(1)。
56	腹部第 2 节的基区(如果存在)	与第 2 条缝相连(0)；与第 2 条缝分离(1)。
57	腹部第 2 节的基区(如果存在并与第 2 条缝相连)	后部宽，前端部分的宽度亚等于或稍窄于基部的宽度(0)；窄，前端部分的宽度显著窄于基部宽度(1)。
58	腹部第 3 节背板	无任何横截窄的凹陷(0)；有一个明显的横截窄的凹陷，通常位于前端 1/3 与中部之间(1)。
59	腹部第 2 腹板缝	存在(0)；大部分或完全缺(1)。
60	腹部第 2 腹板缝	(0)直或均匀弯曲；多少具有明显的侧角(1)；具有明显的中带(2)。
61	腹部第 5 或第 6 节背板	(0)不扩大，不覆盖后面其余的腹节，完全光滑；多少明显扩大，覆盖其余的腹节，至少基部具刻纹(1)。
62	雄虫腹部第 4－6 节背板	简单(0)；基部具有平行短刻条的犁沟(1)。
63	雄虫腹部第 4－6 节背板	简单(0)；近缘处具侧脊(1)。
雄性外生殖器		
64	阳基环	短(0)；中等大小(1)；明显延长(2)。
65	阳基环的背桥	闭合(0)；开放(1)。
66	阳基环的背桥	宽(0)；很窄(1)。
67	阳基环的基叶	缺(0)；存在(1)。
68	阳基侧突	圆宽，三角状(0)；末端部分变窄(1)；沿着整个长度明显变窄(2)。
69	阳基侧突	发达(0)；很短，不达抱器的中部(1)。
70	阳基侧突上的刚毛	浓密(0)；稀疏(1)。
71	阳基腹铗内突	存在(0)；缺(1)。
72	阳基腹铗尖突	长(0)；短(1)。
毒液器官		
73	毒囊	不分化(0)；分化(1)。
74	毒囊(如果分化)	由 2 部分组成(0)；由 3 部分组成(1)。
75	毒囊(如果不分化)	卵形(0)；管状(1)。
76	毒腺	后半部窄(0)；后半部宽，半球形(1)。
77	毒囊的螺旋结构	正常(0)；后半部比前半部紧凑的多(1)。
78	二级毒液导管	基部简单(0)；基部肿大，角形(1)。
79	毒腺与毒囊连接处或初级导管	数目为 1(0)；数目为 2(1)；数目为大于 2(2)。
80	正好在毒腺着生处后面的来自于初级导管的一对无开口的突起	缺(0)；存在(1)。
81	初级毒液导管和毒囊的基部	具螺旋或六边形结构(0)；有简单的小导管，具腺体功能的(1)；有瓶状的导管，具腺体功能的(2)。
产卵器系统		
82	产卵管上的结	单个(0)；一对，但第二个结相对不发达(1)；一对，两个节都很发达(2)。
83	内片数量	2 或更多(0)；1 或 0(1)。
84	产卵管端部	稍微或不骨化(0)；强烈骨化并为黑色(1)。
85	产卵管腹瓣内壁上的内片	存在，发达(0)；退化，很薄(1)。
86	内片在内壁上着生的位置	中间部位(0)；靠近卵道的背部边缘(1)。
87	内片或内片区后方的栅状突起	缺(0)；存在(1)。
88	内片或内片区前方的栅状突起	缺(0)；存在(1)。
89	栅状突起的尖端	不形成刺(0)；形成刺(1)。
90	产卵管内壁的梳状结构	仅小型(0)；以主要类型存在(1)。
91	卵道内壁，位于内片区后方的着生宽且粗壮的刺	缺(0)；存在(1)。
92	产卵管内壁上的刚毛	简单(0)；两叉(1)；三叉或更多分叉(2)。
93	产卵管内壁上的刚毛	不扁平或几乎不扁平(0)；明显扁平(1)；强烈扁平(2)。
94	在产卵管腹瓣的末端形成一列片层状的结构	缺(0)；存在(1)。
95	大部分产卵管腹瓣基部的刚毛	小(0)；比后面的大(1)；发展成假内片(2)。
96	产卵管末端内壁上单一、梳齿状栅栏结构	缺(0)；存在(1)。
97	内片附近的横向栅状结构	直，比较单薄，不强烈的升起(0)；形成厚而弯曲并强烈升起的拱形(1)。
98	拱形端前方的区域	无很厚而强的壳状微结构(0)；有厚而强的壳状微结构(1)。
99	产卵管的尖端附近的 1 或多个副齿	缺(0)；存在，但不显著，以发达的沟的形式(1)；以分离的齿状结构显著存在(2)。
幼虫头部结构		
100	末龄幼虫头壳的口上片	存在并完整(0)；缺或退化(1)。